

南極淡水湖沼に見られるコケ-藻類群集の空間分布

明治大学先端数理科学研究科 池田 幸太 (Kota Ikeda)
Graduate School of Advanced Mathematical Science,
Meiji University

岡山大学環境学研究科 秋山 知彦 (Tomohiko Akiyama)
Graduate School of Environmental Science,
Okayama University

京都大学大学院理学研究科 Yoju LEE
Graduate School of Science,
Kyoto University

1 導入

南極における生物は、低温、強光・強紫外線、貧栄養といった極限環境にさらされている ([9]). これらの要因は生物の生存条件に深刻な影響を及ぼす. そのため、過酷な環境に適応した数少ない種は生存に関与する要因以外は捨て去ってしまい、自身の機能や構造を単純化させてしまう. 結果的に系全体の機能も単純化することになる. したがって、南極における植物の生活や生態系の構造・機能は解明しやすい対象であり、その研究は我々に植物に関する基本的な知識を我々に与えてくれる.

これらの極限環境は、生存種にとって利点となる側面もある. 南極は貧栄養下にあることので明らかに資源は少ないのだが、生息する生物種の数が少ないことから資源を巡る種間競争による淘汰圧は低い. そのため、貧栄養下環境に適応できた生物は永続的に生息できる. また、低温環境であるので外敵の数が少ない. さらに、湖沼には断続的、あるいは永続的に水面に氷が存在するため、水面から外敵が侵入しづらい. したがって、生存種にとっては、他種間との競争や外敵から身を守ることもよりも環境に如何に適応するかという点が重要視される ([10]).

南極には湖沼が多数存在している. 湖沼の誕生には様々な要因が考えられるが、宗谷海岸の南における湖沼は、最終氷期最盛期の後に起こった氷河の後退と、雪や氷河が解けて水が供給されることで形成されたと言われている. 実は、湖沼には多様な生態系が存在し、蘚類、藻類、藍藻類による植物群落形成されている ([5]). 例えば貧栄養環境下にある浅い湖沼の湖底には、藻類や藍藻類が数 m にも及ぶマット状の植物群落を形成し、独特の生態系を築いている ([13]). この植物群落を「藻類マット」と呼ぶことにする. 一方、東南極昭和基地周辺、スカルブスネス露岩域に点在する湖沼には、藻類マットだけでなく尖塔状の植物群落が存在する ([1], [9]). この植物群落は直径 40cm、高さ 60cm にも達する巨大な

ものであり、その独特の形状から「コケ坊主」と名付けられた。コケ坊主のような植物群落は他の地域では発見されていないため、この群落は特殊なものである ([13])。

コケ坊主を構成する植物には *Bryum pseudotriquetrum* や *Leptobryum* sp. と呼ばれる 2 種類の植物と藻類、藍藻類によって構成される。2 つの植物は蘚類に分類されるが、「コケ坊主」と名付けられた植物群落を構成している種であることから、本論文ではこの 2 種の植物を「コケ」と呼ぶことにする。コケ坊主が発見されて以来、その性質が様々な角度から調べられている。例えばコケ坊主の電子伝達速度 (ETR) が調べられ、湖沼の深さやコケ坊主の部位によってその値が異なることが報告されている ([5])。 *Bryum pseudotriquetrum* と *Leptobryum* sp. の ETR には差があり、 *Leptobryum* sp. の方が同じ光強度に対して ETR が大きい ([4])。この事実から *Leptobryum* sp. の方が生長が早いと結論付けられる。また、2 種のコケはともに、光化学収率は光強度が $0\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 付近で最大値を取る。最大電子伝達速度 (rETR) は、ともに $300\mu\text{mol}/\text{m}^2$ 付近で最大値を取る。このようにコケ坊主や構成種の性質は徐々に解明されつつあるが、その独特の形状が形成される過程や理由はまだ明らかになっていない。

コケ坊主が存在する地帯を俯瞰すると、適当な深さにおいては等間隔に近い状態で林立している様子が観察される。一方、コケ坊主はより深い湖底においてばらばらに配置しており、等間隔性が失われる。これまでにに行われた研究では、等間隔性をもたらす要因や、等間隔であることが生態系に及ぼす影響について解明していない。そこで本研究では、数理モデルを用いてコケ坊主の空間的な配置と深さの関係性を明らかにし、コケ坊主が等間隔に並ぶにはどのような要因が必要であるかを模索する。

これまで南極における植物群落に関する研究では、主に植物プランクトン、藻類や藍藻類の種類や性質が調べられてきた ([8], [10])。その理由として、これらの種が生態系において優占種であり、一次生産の重要な担い手であることが挙げられる。生態系の中で生物が必要とするエネルギーはまず植物によって固定される。この事実は、生態系の機能的な面を考える場合には一次生産量が重要な指標となることを指し示している。このような観点から、1960 年代に行われた IBP (国際生物学事業計画) において地球の諸植物群集の現在量や一次生産量が測定されたが、この計画では南極に関しては十分な研究がなされなかった。したがって、南極における植物群集における種の特定や一次生産量の推定を行い、どの種がその生態系において支配的かを特定することは重要な研究課題である ([3])。昭和基地周辺の湖沼で見られるコケ坊主の構成種であるコケが、生態系における一次生産にどのように関わっているのかは不明であるため、コケ坊主に関する性質を調べることで、生態系におけるコケの役割を明らかにすることが可能になるであろう。このような観点からコケ坊主の性質を調べることは重要である。

2 南極の湖沼

コケ坊主の存在は、昭和基地周辺のスカルプスネス露岩域に点在する湖沼において確認された。南極は極限環境下にあり、種に強い影響を与える。コケ坊主は藻類マットの上に生息しているため、藻類マットからも影響を受けている。この節では、スカルプスネス露岩域に湖沼を中心として、先行研究で得られている事実をまとめ、コケ坊主の空間配置に

影響を与える要因を探る。

湖沼における多様な生態系は、陸地の過酷な環境が和らぐことで実現されると考えられている。例えば、外気温が -40°C 近くに達する冬期であっても完全凍結しなかったり、夏期に湖底の水温が 10°C 以上に達する湖沼が存在する。[12]では Oyako-Ike と呼ばれる湖沼に注目し、2003年9月から2004年9月までの温度に関する年間の推移データを得た。Oyako-Ikeは深さ8m、大きさ 48000m^2 の湖沼で、スカルプスネス露岩域にある。これによれば、夏期には湖底付近は 10°C 以上に暖められており、冬期であってもほぼ 2°C 以上で温度が推移することが分かる。

このように湖底が暖められるのは、湖沼が非常に透き通っているからである。光の透過率が大きいいため、湖底まで50%から70%の可視光が到達している ([13])。また、季節によっては南極の日射量は非常に大きくなる。冬期は全く光の入射しない極夜が続くが、夏期は一日中日光が降り注ぐ白夜が続く。夏期の日射量の日積算量は $28.3\text{MJ}/\text{m}^2/\text{day}$ (東京の5月の平均値は $16.1\text{MJ}/\text{m}^2/\text{day}$)にも達するのである。日射量の1日あたりの積算量が $1\text{mol}/\text{m}^2/\text{day}$ を超え、かつ瞬間的に $100\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ を超える日が年間で8ヶ月以上存在する ([12])。この量は日射量の少ない環境に適応した蘚類が生長するために十分な量である。光が十分に湖底に到達しているということは、植物が夏期に光エネルギーを利用して光合成を行い、生長が可能であることも示している ([13])。ただし、強光のストレスも大きいことに注意する必要がある。非常に有害なUV-B(波長280–315nm)領域の光でさえ40%近くも湖底に到達することが知られている ([13])。

栄養分と溶存酸素量の2つは植物がその環境で生長可能かどうかを考えるために重要なものであるが、両方とも湖底では不足していないことが指摘されている ([12], [10])。まず、藻類マットの物理的な構造が重要である。非常に多くの孔が水平方向にも鉛直方向にも空いており、いわばスポンジ状の構造をしている。これによって、拡散過程による酸素や栄養分の輸送が可能になり、生長に必要な物質は藻類マット全体に供給される ([10])。植物群落の生長を制限しているのは栄養分の不足によるものではない ([10])。水中の酸素も豊富にあり、計測された溶存酸素量(DO)はほぼ飽和量に達している。完全凍結しない湖沼であれば、水面から氷が無くなれば水中への気体の溶解が起こることも、酸素不足を防ぐ要因であろう。水面での風の影響で湖沼全体が混ざるため、春や秋には湖沼全体が一様な環境になるのである ([12])。このように、栄養分や酸素は不足しておらず、植物の生長を抑制する要因ではないと考えられる。

南極の湖沼における植物は非常にゆっくりとした速度で生長している。藻類マットは、1年間に0.4–0.7mm程度という非常に遅い速度で形成される ([5])。南極の環境に適応するため生体内の機能を変化させた結果、早く生長することを諦めてしまったかのようである。藻類・藍藻類自身の生長に必要な栄養分の量は少なく、近くの蘚類に栄養分を提供することができる。以上の点から、湖沼は貧栄養環境であるけれども、藻類や藍藻類の存在によって、持続的に生長可能な環境が実現されていることが分かる。

藻類マットは厚さ数mm毎に層状の構造を成していて、各層は色素や強光・強紫外線に対する耐性物質の含有量が異なる等、光環境への適応方法に違いが見られる ([10])。多くの場合、藻類マット中では藍藻類が優占種である。[13]では、スカルプスネス露岩域における4つの浅い淡水湖における藍藻類が調べられ、全ての湖沼において表層では *Leptolyngbya*

perelegans が優占種であることが分かっている。他にも、表層はオレンジ色、中層は黄緑色、下層は黒緑色であるという共通点がある。これらの層には最大電子伝達速度 (rETR) に違いが見られ、中層や下層では rETR に阻害が起きる強度の光に対して、表層群集は強光阻害を示さないことが報告されている。また、rETR の値は最大でも 10 程度で、湖沼によっては 5 未満の値しか取らない。

[5] では、スカルプスネス露岩域周辺の湖沼に注目し、Hotoke-Ike と Namazu-Ike の様々な性質を調べている。これらの湖沼のコケ坊主には、大きさや構成種に相違点が見られる。ここで、2つの湖沼の性質の共通点や違いを列挙する。共通点は、

- (1) 溶存酸素量は湖底近くでほぼ飽和量に達している点
- (2) 水中や湖底の植物群落の表層には H_2S が含まれていないが、表層より 5mm 内部では H_2S が $1\mu g/g$ -fresh weight 含まれる点
- (3) 水中のクロロフィル a の値は $0.8\mu g/l$ 以下であり、貧栄養状態である点
- (4) 植物が生息する場所によって光化学収率に差が現れる点。最も大きな光化学収率を示すのは、Hotoke-Ike では深さ 1.5m、Namazu-Ike では 4.6m に生息するコケである。一方、浅い場所に生息する藻類マットの植物群落は低い値を示した。13m 程度の深さになると、藻類マットとコケ坊主がしめす光化学収率の値は同程度である。

の 4 点が挙げられる。(1) から、酸素は十分存在していて、湖底における植物が十分光合成を行っていると言える。 H_2S の存在は、酸化還元境界層、すなわち好気-嫌気環境の境界層を調べるために用いられる。(2) から、おそらく 5mm 下では生存している植物はいないと考えられる。(4) は、植物が強光に対して行った適応の結果、現れたものである。浅い場所に生息している個体は強光環境へ適応する必要があり、その代償として、光合成を行う能力が欠落したと考えられる。一方、深い場所でのコケと藻類マットの光化学収率は同程度であった。したがって、藻類・藍藻類とコケの間には競争が起こり、浅い部分では藻類よりもコケの生長が早く、深い部分ではコケの生長によって蘚類の生長が抑制されると考えられる。

次に相違点を列挙すると、

- (1) コケ坊主のサイズが異なる点。Hotoke-Ike のコケ坊主は、深さ 2m 地点では高さ 50cm、幅 30cm にも達し、Namazu-Ike のコケ坊主は、深さ 10-20m 地点では高さ 30cm、幅 10cm に達する。
- (2) コケ坊主の構成種が異なる点。Hotoke-Ike のコケ坊主は *Leptobryum* sp. が主な構成種であり、*Bryum pseudotriquetrum* も含まれる。Namazu-Ike のコケ坊主は *Bryum pseudotriquetrum* から構成され、*Leptobryum* sp. はより浅い湖底で存在が確認されているが、優占種ではない。
- (3) 吸光係数はそれぞれ、Hotoke-Ike が $0.19 m^{-1}$ 、Namazu-Ike が $0.04m^{-1}$ である点

の点が挙げられる。(3)ではランベルト-ベールの法則を用いた。吸光係数の値を比較すると、Hotoke-IkeよりもNamazu-Ikeの方が清澄であり、より強い光が湖底に届いていることが分かる。Hotoke-IkeとNamazu-Ikeのコケ坊主が最大の大きさを示す深度は、それぞれ2m, 10–20mと全く異なるが、光の透過率から考えると、2つの深度を持つ場所には同程度の強さの光が到達している。一方、コケ坊主単体の大きさが異なるが、これは構成種の違いによると考えられる。*Leptobryum* sp.の方が*Bryum pseudotriquetrum*よりも生長速度が速いため ([4]), Hotoke-Ikeのコケ坊主の方が大きいと考えられる。

3 数理モデル

前節において説明したスカルプスネス露岩域における湖沼の外的環境や植物群落の性質に基づき、コケ坊主の生長過程をモデル化する。まず、モデル全体の概要を述べる。空間1次元的に N 個のセルを並べ、各セルで発芽・生長するコケを考える。1個のセルの状態は、1個のコケによって占有されているか空き地であるかのどちらかである。藻類マットにあるコケは、生長したコケから現れる影の影響で発芽を阻害されると考える。

時刻 n , 場所 i におけるコケの高さを変数 p_i^n によって表す。 p_i^n は次の手順によって p_i^{n+1} へと変化する。

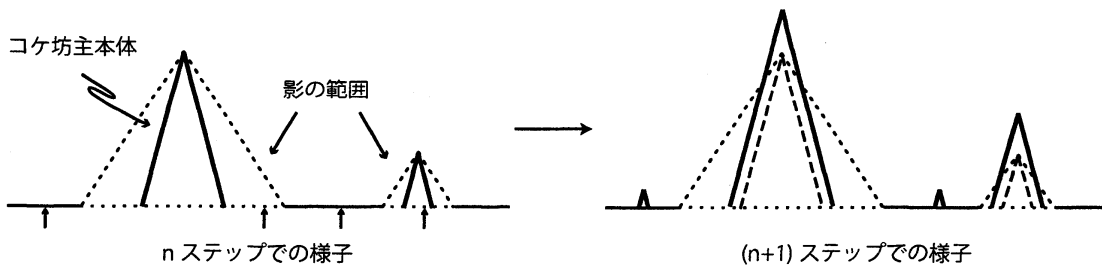


図 1: コケの生長と発芽の様子。左図が n ステップにおけるコケ坊主の様子であるとき、 $(n+1)$ ステップでのコケ坊主は右図のようになる。実線で表した二等辺三角形部分がコケ坊主本体を表し、破線で表した場所はコケ坊主によってできる影の範囲を表す。右図の破線による二等辺三角形部分は、 n ステップのコケ坊主の様子を表している。水平な直線が藻類マットの表層部分を表し、実線部分だけに新たなコケが発芽できる。図では発芽の様子が示されている。例えば発芽率 b が 4 であるとき、全てのセルからランダムに 4 つのセルが選ばれる。左図の水平な直線より下部に描かれた矢印は、選ばれた場所を示す。選ばれた場所のうち 2 つのセルが影の範囲に含まれているため、その場所からは新たなコケは発芽しない。よって $(n+1)$ ステップでは 2 つのコケが発芽する。

- コケの生長：コケは一定の割合で生長すると考え、 $p_i^n > 0$ であれば、 p_i^{n+1} は p_i^n よりも定数 g だけ大きくなる。
- 無性芽によるコケの分散：生長したコケから無性芽が発生し、コケ坊主の幅が広がる。つまり、 $p_i^n = 0$ でかつ、 $p_{i-1}^n \neq 0$ もしくは $p_{i+1}^n \neq 0$ であれば、 $p_i^{n+1} = g$ とする。

- (c) 生長したコケによる影の出現：生長したコケによって影が出現する。コケの影の大きさはコケ自身の大きさに比例するので、比例定数 s (以下、陰影率と呼ぶ) を用いて、場所 i にコケが存在するとき、このセルから半径 sp_i^n の範囲に影が存在するとする。
- (d) コケの発芽：湖底の藻類マットに生息するコケが、偶然マットの表層より上部に出現する。時刻 n において N 個のセルから b 個選ぶ。選ばれたセル i において $p_i^n = 0$ が成り立ち、かつこのセルがどのコケの影の範囲にも含まれていないとき、 $p_i^{n+1} = g$ とする。定数 b のことを発芽率と呼ぶ。

(a)–(d) の操作を順に行うことで1ステップが完了し、系全体が更新される。この手順の概略を図1に示す。

湖沼中の深度は発芽率 b と対応する。前節で指摘したように、藻類とコケはマット内において競争関係にある。藻類は湖沼の深い場所にいるとき ETR が大きいので、深い場所よりも浅い場所の藻類マット内に存在しているコケの方が発芽しやすいであろう。そこで、 b が大きい場合が浅い場所、 b が小さい場合が深い場所に相当すると考える。一方、深い場所と浅い場所では太陽光の入射角度は等しいので、同じ高さのコケ坊主からは等しい範囲に影が出来るはずである。したがって、 s の値は深度とは無関係である。

4 結果

この節では、前節に記したモデルから得られた結果の説明を行う。(a)–(d) の手順に従って数値計算を行い、 p_i^n を描画したものが図2である。左図と右図ではパラメータの値が異なり、左図では浅い場所、右図では深い場所を想定している。

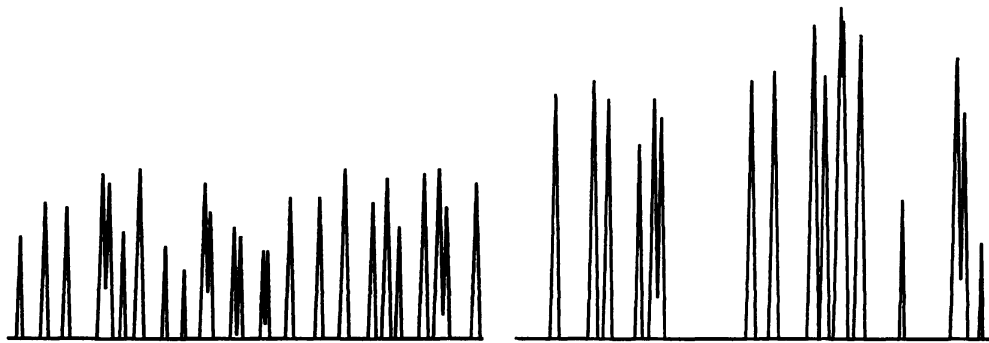


図2: 数値計算によって再現したコケ坊主の空間配置図。実行結果の一部を取り出して描画した。用いたパラメータは、総セル数 N が80000、生長の割合 g が6、陰影率 s が1.0である。左図では浅い場所のコケ坊主の生長と発芽の様子を考えており、総ステップ数が36、発芽率 b が40とした。右図では深い場所を考えており、総ステップ数が72、発芽率 b が10である。数値計算に用いた陰影率と発芽率以外のパラメータの値は、ここに記述した値のものを使用した。

[6] に示されているように、 1cm^2 辺りに210個のコケが存在している。つまり1つのコケは一辺が約0.7mmの正方形に相当する領域を占めている。そこで、セルとセルの距離は

0.7mm 離れているとする。コケ坊主には様々な大きさのものが存在し、幅と高さの比も一定ではないが、[5]に示されているように、Namazu-Ikeのコケ坊主は浅い場所で、平均的に幅5cm、高さ15cmになる。そこで、全てのコケ坊主は相似形であると仮定する。1ステップでコケは無性芽によって1セル分幅が大きくなるので、1ステップで高さが4.2mm増える。この割合で生長すると、15cmに達するには36ステップ必要になる。

深い場所のコケ坊主を考える場合、ステップ数と発芽率 b に気をつけなければならない。深い場所にあるコケ坊主は、浅い場所のものより大きい。コケ坊主の相似性は保たれ、かつ1ステップで1セル分幅が広がると仮定するならば、浅い場所を考えた場合よりもステップ数を多くする必要がある。すると、浅い場所と深い場所で同じ発芽率 b の値を用いてしまうと、深い場所ではおよそ倍のコケが発芽してしまう。深い場所では発芽率が低くなると考えているため、少なくとも浅い場所の半分以下の値に発芽率を取らねばならない。

図2は、ある数値計算結果の一部を取り出して描画したものである。左図より右図のコケ坊主の方が大きく生長しており、右図が深い場所に相当することが分かる。左図ではステップ数を36、発芽率 b を40とした。すると、ばらつきはあるものの、コケ坊主が等間隔に近い状態で並んでいる。これは浅い場所に相当する数値計算結果であると考えられる。右図ではステップ数を72、発芽率 b を10とした。前述の通り、深い場所のコケ坊主を再現するならば、浅い場所を考えたときよりステップ数を多くせねばならない。例えば、Namazu-Ikeにおいて、深さ10-20mに生息するコケ坊主は高さ30cmにも達し、15cmのコケ坊主の倍の大きさを持つ。倍の大きさのコケ坊主を考えるとすれば、ステップ数を倍にすればよい。右図では、コケ坊主同士の間隔が、左図よりも大きくばらついている様子が確認できる。

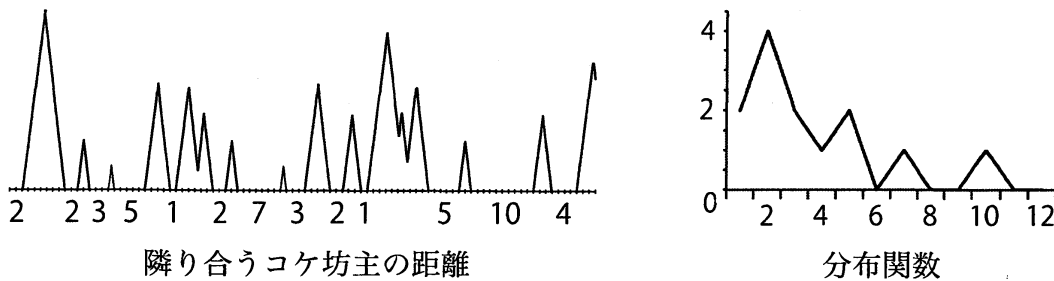


図3: 距離の計算と分布関数の導出. 左図は、コケ坊主がある空間配置になったときの状態を示す。数値計算終了時点でコケ坊主間のセル数を計算する。左図の数字は、隣り合うコケ坊主の間隔をセル数で表したものである。左図の結果を分布関数に変換したものが右図である。右図において横軸はセル数、縦軸は個数を示し、例えば2セル分の間隔を空けて隣り合うコケ坊主は4組あることを意味する。

発芽率の変化によって、コケ坊主の配置に質的な違いが現れることを調べるため、隣り合うコケ坊主の間隔に注目する。図3に示すように、最終状態において隣り合うコケ坊主同士の間隔を計算し、同じ値のものがいくつ存在するか計算する。すると、この距離を用いて確率を定めることができる(図3)。確率を定めるとき、同じパラメータの組に対して1000回数値計算を行い、その結果を全て足し合わせる。確率から自然に定まる平均値、変

動係数を求める。

平均値はコケ坊主同士の平均的な距離を表す。変動係数は平均的な距離からのずれを表すので、変動係数が小さければコケ坊主同士の距離が等間隔に近いと言える。数理モデルを用いてコケ坊主の空間配置と湖沼の深さや光強度の関係を調べることが本論文の目的であった。発芽率 b と陰影率 s はこれらの影響を表していると考えられるので、この2つのパラメータに注目する。 b, s の組に対して平均値、変動係数を計算し、表にまとめる。2つの統計量を見ることで、パラメータとコケ坊主同士の間隔がどのような関係にあるのかを調べる。

結果をまとめた表が図 4, 5 である。図 4 は平均値の値を示す。図 4 の左図と右図において、発芽率 b が大きくなると平均値が小さくなるのが分かる。多くのコケが発芽すればコケ坊主同士の間隔は小さくなるはずで、順当な結果である。この傾向は左図と右図で大きく変化していないので、コケ坊主が大きい小さいかということによって結果が質的な変化を起こすわけではないと言える。

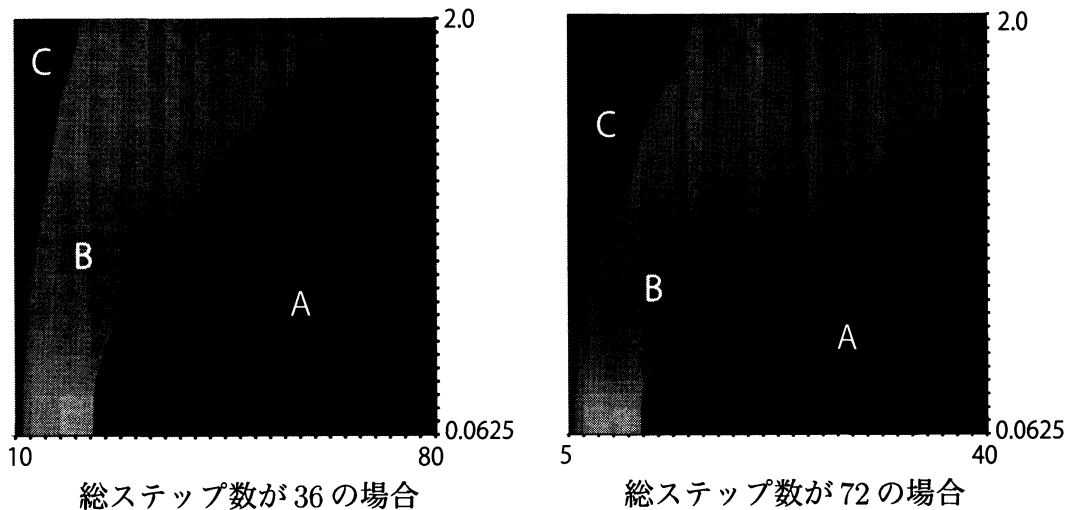


図 4: 隣り合うコケ坊主同士の間隔に対する平均値。表の各点は平均値の値を表しており、横軸は発芽率 b 、縦軸は陰影率 s を表す。平均値はセルの数で表される、例えば平均値が 100 セルであれば、隣り合うコケ坊主の間隔がおおよそ $100 \times 0.7\text{mm} = 7\text{cm}$ であることを意味する。図の領域はほぼ 3 つに分割でき、色分けされている。図中の各領域における平均値は、A では 0–100、B では 100–200、C では 200–300 である。

一方、各陰影率 s に対して発芽率 b を変化させたとき、陰影率 s が $0.0625 < s \leq 0.9375$ を満たす範囲で考えると、左図では変動係数は単調に減少し、 $1 \leq s$ に対しては最小値を 1 つずつ持つことが分かる。この事実は図 5 と、図 5 を表示するために得たデータから分かる。おそらく $s \leq 0.9375$ に対しても最小値が存在するはずであるが、図では b の範囲が狭く表示されていない。この傾向は、やはり左図と右図で大きくは変わらないが、 s が 2 に近い値を取るとき右図では b に対して単調に増加する。

湖沼における浅い場所では隣り合うコケ坊主同士が等間隔になり、深い場所では等間隔性が失われると予想していた。つまり、等間隔性が深さに対して単調に失われると考えた

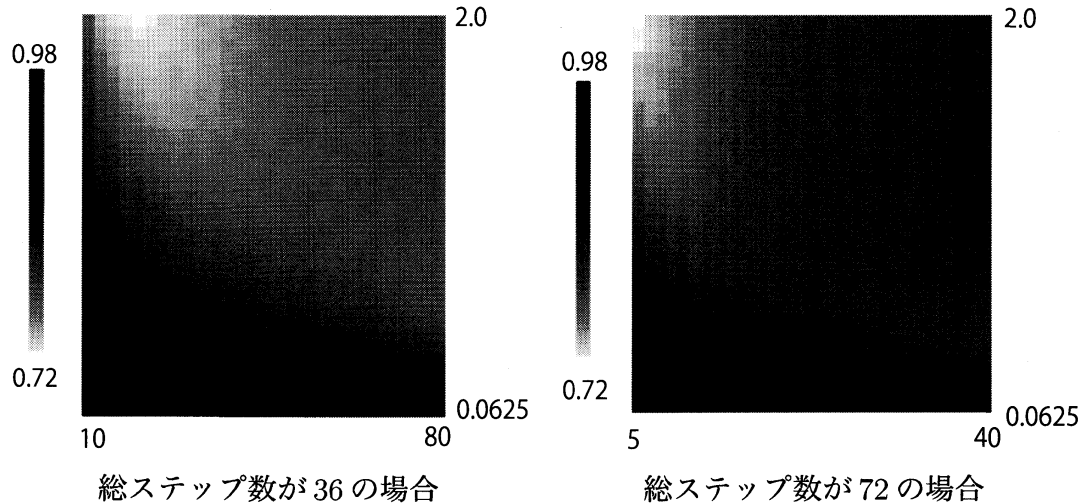


図 5: 隣り合うコケ坊主同士の間隔に対する変動係数. 変動係数は標準偏差の値を平均値で割ることで定義される. 表の各点は変動係数の値を表しており, 横軸は発芽率 b , 縦軸は陰影率 s を表す.

が, 発芽率 b を変化させたとき変動係数が最小値を持つことは, この予想に反する. ある異なる 2 つの値の発芽率 b が同じ変動係数を持つということは, 深い場所であるからといってばらつきが大きくなるわけではないことを意味する. 一方, s が小さい場合, b が大きい, つまり浅い場所の方がより変動係数が小さいため, コケ坊主の空間配置は深さに対して単調に変化する. よって, 隣り合うコケ坊主同士の距離が等間隔になるかどうかは, 発芽率 b と陰影率 s の関係によって決まり, 深さに対して単純に変化するわけではないことが結論づけられる.

5 Discussion

本論文では, 南極淡水湖沼における湖底でコケや藻類が形成する群集構造に関する考察を行った. 南緯 69 度, 東経 39 度に位置する東南極昭和基地周辺, スカルプスネス露岩域に位置する淡水湖沼には, 尖塔状の湖底植物群落が見られ, コケ坊主と呼ばれる. コケ坊主はいくつかの湖沼でその存在が確認されており, *Leptobryum* sp. や *Bryum pseudotriquetrum* の 2 種類のコケや数種類の藻類, 藍藻類から構成されているが, 湖沼によって構成種は異なる. さらに, 光の透過率が異なる等, 湖沼の環境要因も異なる. このような相違点があるにも関わらず, スカルプスネス露岩域周辺の湖沼では, 浅い場所では小さなコケ坊主が等間隔に並び, 深い場所ではコケ坊主が大きくなり, その間隔にばらつきが生じるという傾向が見られた. 本論文では, この共通点を生む要因を数理モデルによって探り, コケ坊主の配置を再現することを目標とした.

3 節で述べた (a)–(d) を 1 ステップとして, この手順を繰り返すことによってコケ坊主の発芽, 生長過程をモデル化した. コケ坊主の高さと幅の比が 6 : 1 になるように発芽したコケは一定の割合で生長する (手順 (a)). 発芽したコケから無性芽によって新たなコケが発

生し、1セル分幅が広がる(手順(b)). 生長したコケ坊主からは高さ按比例した影ができる(手順(c)). コケがない場所にはランダムに新たなコケが発芽するが、影がある場所には発芽しないとした(手順(d)).

数値計算におけるセル間の距離は0.7mm、1ステップは16.8年に相当する。コケ坊主におけるコケは、1cm²の領域内に210本生息していた([6])。この事実からセル間の距離が計算できる。コケ坊主が実際に出現し始めた時期はまだ特定されていないが、高さ47cmのコケ坊主の上部20cmを採取したところ、中心部が約250年前のものであることが分かっている([2])。したがって、このコケ坊主は1年あたり平均的に0.8mmの割合で生長したことになるため、約600年前にコケ坊主が出現したと考えられる。仮に浅い場所と深い場所においてコケ坊主の形成が同時に始まったとすると、1ステップは約16.8年に相当することになる。したがって、環境の季節変動や日変動は平均化されてしまう。本論文における数理モデルでは、この平均化された状態を考えている。

コケが発芽するとき、湖沼の浅い場所の方が深い場所より1ステップで発芽するコケの個数が多いとした。[5]では、Namazu-Ikeと呼ばれる湖沼における植物の最大電子伝達速度(rETR)と深さの関係が調べられた。南極は一般に強光・強紫外線環境であり、環境に適応した生物は耐性物質を作っているため、rETRを達成する光強度の値は低い。また、生長と耐性物質の生成はトレードオフの関係にあるため、耐性物質を作る植物は一般的にETRの値が低い([6])。Namazu-Ikeでは光の透過率が高いため、湖沼に生息する植物には強光による生長阻害が起きていると考えられる。したがって、rETRの値を比べることで生長速度の差を見積もることができる。藻類マットの表層部分に関しては、4.7mにあるものは7.36 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、13mにあるものは46.5 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ を示した。この事実から、浅い場所にある藻類や藍藻類には、強光のために深い場所よりも強く生長阻害が起きていることが分かる。一方コケに関しては逆の結果が得られ、4.6mにあるものは104 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、7mにあるものは15.3 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ を示した。浅い場所では強い光、深い場所では弱い光で最も生長ができるように、コケは光強度に対して適応を行ったのであろう。これらの事実から、浅い場所では他種間相互作用による生長の抑制効果が小さくなるであろう。そこで、湖沼の浅い場所では深い場所より多くのコケが発芽すると考えた。発芽率 b の値と湖沼の深さには密接な関係があると仮定したのである。

発芽する場所はランダムに選択されると仮定した。藻類マットにおけるコケと藻類や藍藻類の競争はコケの生長を抑制するので、コケは必ずしも発芽しないであろう。また、藻類マットには表層から5mm内部において好気-嫌気境界層が存在するため、下層では植物は生存できないか、非常に厳しい環境にある。したがって、藻類マットに存在するコケは必ず出現できるわけではないのである。

ここまで述べてきたように、光環境はコケの発芽と生長過程において重要な要因である。植物の生長には他にも多くの要因が関係しているが、対象にしている湖沼においては重要な要因から除外すべきものもある。生長においては酸素と栄養分が必要不可欠であるが、これらは豊富に存在している([12], [10])。さらに、藻類マットには多数の孔が空いており、拡散過程によって酸素と栄養分がマットの内部に輸送される。したがって、少なくともコケ坊主や藻類マットの表層部分の生長が、酸素や栄養分の不足によって阻害されることはないであろう。また、南極は一般に低温環境と考えられるが、湖沼は比較的温度が高いこ

とが知られている。実際に観測された温度データを見ると、夏期には湖底が 10°C 程度まで暖められることが分かる ([12])。これは、湖沼における光の透過率が高いことと、強光環境であることに起因する。さらに、冬期であっても湖沼は完全凍結するわけではなく、凍結しない場所にコケ坊主は生息している。以上のような観点から、コケの発芽と生長過程に影響を及ぼす主要因は光環境であると考えられる。

光強度が発芽と生長過程に対して重要であることから、コケ坊主が光を遮ることで発生する影の影響を考慮した。影の大きさは物体の高さに比例して現れることから、陰影率 s を用いて、コケ坊主の大きさ b と s の積を計算し、その大きさの範囲には新たなコケが出現しないと仮定した。本来湖沼に対する太陽光の光強度や入射角度は時々刻々と変化し、季節によっても異なる。しかし、本論文では平均化された状態だけを考えているので、コケ坊主の高さに比例した大きさの影が常に存在すると仮定した。

隣り合うコケ坊主同士の距離の平均的な傾向を調べるため、平均値と変動係数を調べた。平均値は距離の傾向を表し、変動係数は等間隔性を示す統計的な指標である。数値計算結果によると、発芽率 b が大きいほど平均値が小さくなった。多くのコケが発芽すれば、その分コケ坊主同士の距離が短くなるのは当然である。一方、変動係数はパラメータに対して単調に変化せず、陰影率 s を固定して発芽率 b を変化させると、最小値が存在することが分かった。湖沼の深さによって等間隔性が単調に変化するわけではなく、等間隔性を実現するような発芽率と陰影率には適当な関係がある、ということの意味している。一方で、 s が小さいとき、最小値を実現するような b の値は非常に大きく、実際にその値を持つ生態系が湖沼に存在しない可能性がある。その場合、湖沼の深さに対して等間隔性が単調に失われる。結局、コケ坊主における等間隔性を調べるには、発芽率と陰影率の関係性が重要であり、浅い場所の方が等間隔性が高いと単純に結論づけることはできないことが分かった。

ここまで平均値と変動係数を統計的な指標として用いてきたが、標準偏差も等間隔性を調べるために有用な量である。図4から分かるように、平均値の大きさが大きく変化しているため変動係数を用いたのである。しかし、実際のコケ坊主を見て等間隔であるかどうかを感じるのは人間である。[1], [9]に掲載されているコケ坊主の写真は、深い場所と浅い場所のコケ坊主の大きさを考慮したスケールで撮影されたわけではないため、たとえ同じ変動係数の値であったとしても深い場所にあるコケ坊主の方がより等間隔性が失われていると感じるのではないか。

つまり、人間の知覚は変動係数よりも標準偏差によって等間隔性を認識する可能性がある。変動係数は平均値によって正規化された値であるので、単位を持たない量である。そこで、単位を持ちばらつきを表す量である標準偏差に注目する。図4, 5を得た際に定義した標準偏差を表にまとめたのが図6である。平均値と同様に、 s を固定して b を変化させると、単調に標準偏差が小さくなっている。標準偏差をもとにして考えれば、深さに対して単調に等間隔性が失われると結論づけられるのである。どちらの統計的な指標が適切であるかはここでは議論しない。実際のコケ坊主の空間配置に対してどちらの指標を用いるのが適切であるかは今後の課題としたい。

最後に、このような空間配置を取ることは生態系にとってどのような効果をもたらすのかを検討する。浅い場所にある藻類マットを構成する藻類や藍藻類にとって、南極の湖沼における光強度は強すぎ、生長阻害を引き起こす。一方、コケ坊主は円錐形であるので、側面

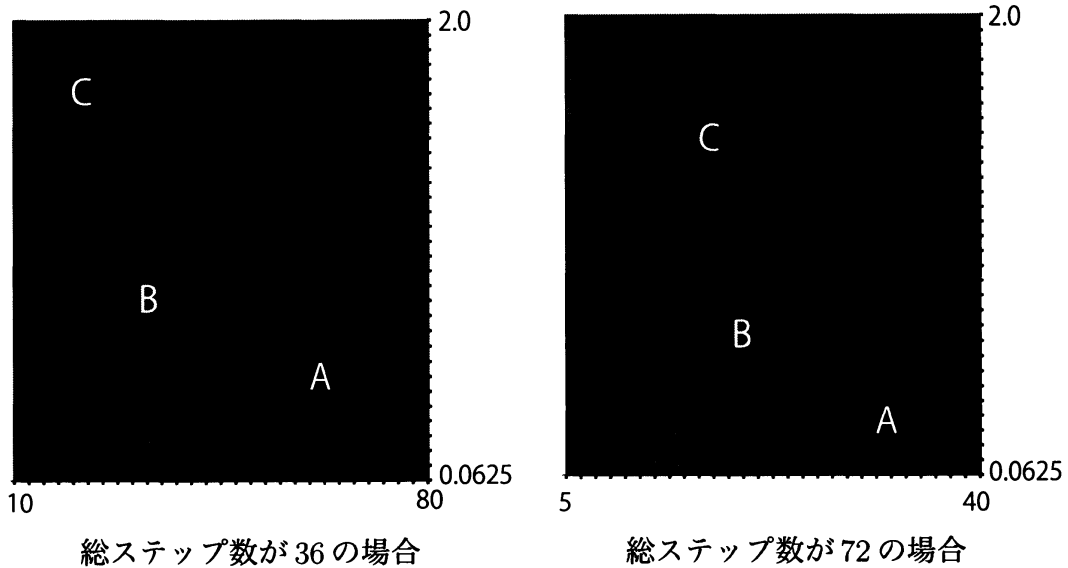


図 6: 隣り合うコケ坊主同士の間隔に対する標準偏差. 表の各点は標準偏差の値を表しており, 横軸は発芽率 b , 縦軸は陰影率 s を表す. 図中の各領域における標準偏差は, A では 0-50, B では 50-100, C では 100-150 である.

において単位面積あたりの光強度が小さくなる. Namazu-Ike では幅 5cm で高さ 15cm の大きさを持つコケ坊主が存在しているが, これはコケ坊主の側面では単位面積あたりの光強度が 6 分の 1 程度になることを意味している. 陸地で光強度を観測すると夏期には $2000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 以上にも達するため ([4]), Namazu-Ike の深さ 10m の地点では, $1400 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 近くにも達する. しかし, コケ坊主の側面では $200\text{--}300 \mu\text{mol}/\text{m}^2$ 程度まで光強度が下がる. これは強光阻害を起こす値ではない.

したがって, コケ坊主を取り囲む藻類や藍藻類は, コケ坊主の形状を利用して光強度の値を下げ, 強光阻害を免れていることが期待できる. 強光阻害が起きなければ藻類は生長することができるため, 必要な栄養分の固定を行い, 近くのコケに提供することができる. つまり, 藻類は貧栄養環境において重要な栄養分をコケに提供し, コケは円錐形になることで光強度を下げ, 藻類が生長可能な環境を提供するという共生環境にあるのではないかと考えられる. もしこのような共生関係にあるのであれば, 稠密にコケ坊主を構成することでコケ, 藻類, 藍藻類の全ての種が個体数を増加させることが可能になる. 一方, 湖沼の深い場所においては強光阻害が弱まるため, 藻類や藍藻類はコケに頼る必要はない. そこで, 藻類マットにおける競争によって, コケに対して強く相互作用を働かせることでコケの発芽を抑えているのではないだろうか.

平らな環境よりもコケ坊主が存在する環境の方が藻類と藍藻類が存在できる面積が大きくなる. 面積が大きくなれば, 当然個体数が増加するので生産される栄養分が増え, 生態系における一次生産量が増える. このような観点から考えると, 稠密にコケ坊主が存在する方が藻類と藍藻類にとっても有利である. 深い場所ではコケ坊主の数が減り, 等間隔の空間配置から遠ざかっているが, それが藻類マットにおける競争の結果であるならば, 藻類と藍藻類自身で生息領域を狭めていると言えるのではないかと.

謝辞

本研究を始めるきっかけになった、2011年京都大学数理解析研究所共同研究「生物現象に対するモデリングの数理」の企画者であります、佐藤 一憲氏、齋藤 保久氏、瀬野 裕美氏に、このプログラムに参加させて頂きましたことに厚くお礼を申し上げます。また、プログラムの最終日に行われた Final presentation では、企画者の先生方の他に、審査委員として多数の先生方に暖かくも厳しいコメントを頂きました。深く感謝致します。

最後に、本研究のきっかけを与えて下さった田邊優貴子氏に、この場を借りてお礼申し上げます。このプログラムの期間中に突然連絡を取り、プログラムの主旨を説明しましたが、快く研究の許可を下さいました。南極という過酷な環境に身を置き、撮影したものを我々の研究で使わせて頂きました。

参考文献

- [1] S. Imura, T. Bando, S. Saito, K. Seto, and H. Kanda, *Benthic moss pillars in Antarctic lakes*, Polar Biology, No.2, pp.137–140, Springer, 22 (1999)
- [2] S. Imura, T. Bando, K. Seto, S. Ohtani, S. Kudoh, and H. Kanda, *Distribution of aquatic mosses in the Soya Coast region, East Antarctica* Polar bioscience, pp.1–10, NIPR; 1999 (2003).
- [3] Y. Ino, *PHOTOSYNTHESIS OF ANTARCTIC MOSSES AND LICHENS*, Japanese Journal of Ecology, No.2, pp.149–158, 41 (1991).
- [4] S. Kudoh, Y. Kashino, Y. and S. Imura, *Ecological studies of aquatic moss pillars in Antarctic lakes 3. Light response and chilling and heat sensitivity of photosynthesis*, Polar Bioscience, pp.33–42, NIPR; 1999 (2003).
- [5] S. Kudoh, Y. Tanabe, M. Matsuzaki, and S. Imura, *In situ photochemical activity of the phytobenthic communities in two Antarctic lakes*, Polar biology, No.11, pp.1617–1627, Springer, 32 (2009).
- [6] S. Kudoh, Y. Tsuchiya, E. Ayukawa, S. Imura, and H. Kanda, *Ecological studies of aquatic moss pillars in Antarctic lakes 1. Macro structure and carbon, nitrogen and chlorophyll a contents*, Polar bioscience, pp.11–22, NIPR; 1999 (2003).
- [7] S. Kudoh, K. Watanabe, and S. Imura, *Ecological studies of aquatic moss pillars in Antarctic lakes 2. Temperature and light environment at the moss habitat*, Polar bioscience, pp.23–32, NIPR; 1999 (2003).
- [8] M.P. Lizotte, *Polar Lakes and Rivers, Phytoplankton and primary production*, No. 9, pp.157–179, Oxford Scholarship Online Monographs, 1 (2008).

- [9] T. Ohtsuka, S. Kudoh, S. Imura, and S. Ohtani, *Diatoms composing benthic microbial mats in freshwater lakes of Skarvsnes ice-free area, East Antarctica*, Polar Bioscience, pp.113, 20 (2006).
- [10] A. Quesada, E. Fernandez-Valiente, I. Hawes, and C. Howard-Williams, Polar Lakes and Rivers, Benthic primary production in polar lakes and rivers, No.9, pp.179–197, Oxford Scholarship Online Monographs, 1 (2008).
- [11] K. Sabbe, D.A. Hodgson, E. Verleyen, A. Taton, and A. Wilmotte, K. Vanhoutte, and W. Vyverman, *Salinity, depth and the structure and composition of microbial mats in continental Antarctic lakes*, Freshwater biology, No.3, pp.296–319, Wiley Online Library, 49 (2004).
- [12] Y. Tanabe, S. Kudoh, S. Imura, and M. Fukuchi, *Phytoplankton blooms under dim and cold conditions in freshwater lakes of East Antarctica*, Polar Biology, No.2, pp.199–208, Springer, 31 (2008).
- [13] 田邊優貴子, 南極淡水湖沼における藻類群集の強光・紫外線に対する適応戦略. 光合成研究, 17(3): pp.58–62 (2007).